

寄生蜂转录组学研究进展

刘 敏, 刘爱萍*, 韩海斌

(中国农业科学院草原研究所, 呼和浩特 010010)

摘要 寄生蜂与其寄主昆虫之间存在着复杂的制约关系, 在农林害虫生物防治中极为重要, 是极具开发前景的一类昆虫。转录组可以反映特定状态下基因的表达模式。转录组测序给寄生蜂等非模式生物的研究带来了机遇。本文在检索寄生蜂转录组序列文献报道的基础上, 针对寄生蜂转录组的测序现状和初步应用进行了分析和总结, 涉及寄生蜂化学感受基因的鉴定, 寄生蜂对寄主的调控机理, 寄生蜂携带病毒的研究, 寄生蜂滞育的研究与神经肽的研究。同时, 提出了加强寄生蜂转录组研究的两个展望: 一是加强寄生蜂多组学结合研究; 二是探索第3代测序技术在寄生蜂中的应用研究。

关键词 寄生蜂; 转录组; 研究进展

中图分类号: Q 966 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019676

A review of transcriptome sequencing in parasitoid wasps

LIU Min, LIU Aiping*, HAN Haibin

(Institute of Grassland Research, Chinese Academy of Agricultural Science, Hohhot 010010, China)

Abstract There is a complex restrictive interaction between parasitoid wasps and their hosts, which is particularly important in the biological control of agricultural and forest pests; therefore, the parasitoid wasps have great prospects for development. The transcriptome can reflect patterns of gene expression under certain conditions. Transcriptome sequencing, derived from high-throughput sequencing technology offers opportunities for studies of non-model organisms such as parasitoid wasps. On the basis of literatures, we reviewed and analyzed the progresses in transcriptome sequencing and its applications in parasitoid wasps, including identification of chemical receptor genes, the host-regulating mechanism of parasitoid wasps, parasitoid wasp-carrying viruses, and diapause and neuropeptides of parasitoid wasps. Moreover, two future research directions for transcriptomes of parasitoid wasps were proposed: a combination of omics (transcriptomics, proteomics, metabolomics, etc.) and the third-generation sequencing technology.

Key words parasitoid wasp; transcriptome; research progress

在所有昆虫种类中, 寄生性昆虫约占 20% 左右, 已知的寄生蜂种类超 10 万种^[1]。寄生蜂分为外寄生和内寄生两类, 外寄生是指寄生蜂把卵产在寄主体表, 幼虫孵化后从体表摄取寄主营养; 内寄生是把卵产在寄主体内, 幼虫孵化后取食寄主体内的组织。有些寄生蜂可以导致寄主种群大量个体死亡, 因此应用寄生蜂来防治害虫在实际生产中得到了广泛应用^[2]。寄生蜂的应用价值使得人们不满足于对其生物学特性的研究, 而是研究越来越深入, 逐渐转向分子机理的研究。尽管新一代测序技术(next-

generation sequencing, NGS) 具有快速、高效、经济等优点, 但由于重视程度不够, 经费资助力度不足或其他原因, 对于大多数生物而言, 全基因组测序仍较为困难^[3]。为此, 针对这些生物, 研究人员提出了简化基因组的测序策略。例如转录组测序成为研究基因表达的主要手段^[4]。转录组一般情况下指的是一定的生理状态下, 细胞中 mRNA, rRNA, tRNA 以及包括不编码蛋白质的 non-coding RNA 在内的全部转录产物的集合, 能够反映生命体在不同生长发育阶段、不同器官组织、不同生理生化状态与不同生

存环境下基因的表达模式^[5]。转录组是连接基因组遗传信息与生物功能的蛋白质组的必然纽带,转录水平的调控是目前研究最多的,也是生物体最重要的调控方式。对昆虫进行转录组学研究,为研究人员对害虫防治、药物开发、疾病防治、昆虫谱系地理学、生物进化等方面进行进一步研究提供了机会^[6]。如灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 转录组信息揭示了其传毒机制^[7],烟粉虱 *Bemisia tabaci* 转录组图谱为其抗药性研究提供了依据^[8]。近些年来,生物防治领域越来越多地应用转录组测序去揭示寄生蜂与寄主间的互作机制。如,对于模式物种黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*,鳞翅目害虫小菜蛾 *Plutella xylostella*、二化螟 *Chilo suppressalis*,鞘翅目害虫黄粉虫 *Tenebrio molitor*,半翅目害虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* 等害虫,其寄生蜂调控机制的研究越来越广泛、深入^[9]。

早期完成的寄生蜂基因组测序种类少,对寄生蜂基因家族的研究主要依赖于转录组数据,以此来完成对某个基因家族或者某一类基因家族的研究,如化学感受蛋白(chemosensory protein, CSPs),气味结合蛋白(odorant binding protein, OBPs),气味受体(olfactory receptor, ORs)等单个基因家族等。

目前国内外研究较多的是寄生蜂与其寄主的关系。寄生蜂能够在寄主体内存活,必须克服寄主本身的免疫。基于组学的寄生蜂与寄主免疫的互作分析,是当前昆虫免疫学研究的一个热点^[3]。已有研究人员利用转录组学技术,从基因的整体表达水平上,阐述寄主感染寄生蜂后所引起的自身免疫系统激活特征。反颚茧蜂 *Asobara tabida* 寄生黑腹果蝇后^[10],半闭弯尾姬蜂 *Diadegma semiclausum* 寄生小菜蛾后^[11],蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 寄生菜粉蝶 *Pieris rapae* 后^[12],寄主免疫基因会出现差异表达。也有通过采用小范围定向筛选基因的方法,鉴定果蝇参与应对匙胸瘿蜂 *Leptopilina boulardi* 免疫反应的基因^[13]。

农业害虫对农作物造成了巨大的损失,寄生蜂在害虫生物防治中发挥了重要作用,其中茧蜂科 Braconidae 和小蜂总科 Chalcidoidea 是最主要的 2 个寄生农业害虫的科,目前对寄生蜂的研究也主要集中在这 2 个科。寄生蜂与寄主昆虫的相互作用主要体现在以下几方面:首先,寄生蜂搜寻、定位寄主昆虫的过程中,其化学感受基因起着重要作用。其

次,在发现寄主后,寄生蜂将卵产于寄主体内,子代首先需要通过多种寄生因子克服寄主的免疫系统,并与寄主的免疫相关基因发生相互作用。第三,寄生蜂成功寄生于寄主体内后,对寄主生长发育产生的影响。另外,对寄生蜂滞育的研究,有利于扩繁寄生蜂,并延长产品的货架期,更有利于寄生蜂的应用。本文主要对寄生蜂转录组的测序概况及在寄生蜂不同方面的研究应用进行总结和概括,以期对寄生蜂转录组的进一步研究和应用提供新思路。

1 寄生蜂化学感受基因鉴定

在复杂的环境中,昆虫需利用不同的感受模式(嗅觉、视觉、触觉和听觉)来精准定位寄主及配偶,在昆虫的搜寻行为中,敏锐的化学感受系统是极其重要的工具。这个化学感受系统主要涉及气味结合蛋白(OBPs)、嗅觉受体(ORs)、气味降解酶(ODEs)等化学感受蛋白^[14]。研究发现,害虫为害植物能够刺激植物分泌挥发性信息物质,而这些物质又可以吸引寄生蜂等天敌来对付害虫,进而发挥自然天敌的生防控害功能^[15-16]。寄生蜂体内的嗅觉相关蛋白在感知植物信号,发现、寄生和取食靶标害虫这一系列活动中,都发挥其特有的功能^[17]。寄生蜂和寄主的关系与寄生蜂的实际应用密切相关,而化学感受基因是联系两者的关键,鉴定寄生蜂的化学感受基因是研究其功能的第一步,因此,对化学感受基因的鉴定十分必要。

化学感受基因仅在很少的寄生蜂物种中得到鉴定,包括菜蛾盘绒茧蜂 *Cotesia vestalis*、中红侧沟茧蜂 *Microplitis mediator*、腰带长体茧蜂 *Macrocentrus cingulum*、班氏跳小蜂 *Aenasius bambawalei*^[18-19],这使得对其功能的研究受到一定的限制。廖成武根据已有的转录组数据鉴定出斑痣悬茧蜂 *Meteorus pulchricornis* 多种化学感受基因,利用转录组测序方法鉴定出斑痣悬茧蜂触角和产卵器中的 OBPs 基因、CSPs 基因、SNMPs 基因、IRs 基因、ORs 基因等 5 种嗅觉相关基因,在触角转录组鉴定出 CX-Es 基因和 GSTs 基因^[20]。Kang 等通过转录组测序技术构建了烟蚜茧蜂 *Aphidius gifuensis* Ashmaed 触角转录组,并结合生物信息学分析鉴定出 62 个 ORs 基因、15 个 GRs 基因和 23 个 IRs 基因^[21]。ORs 在气味和信息素的感受中具有重要作用^[14]。研究

人员在斑痣悬茧蜂触角转录组中鉴定出 99 个 ORs 基因^[20], 丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* (Walker) 触角转录组中鉴定出 301 个 ORs 基因, 腰带长体茧蜂中鉴定出 109 个 ORs 基因^[22-23], 松褐天牛肿腿蜂 *Sclerodermus alternatusi* Yang 中鉴定出 8 个 ORs 基因^[24]。

这些研究内容为揭示寄生蜂的化学感受机制和进一步研究化学感受基因的功能提供了重要基础, 从而为丰富和完善寄生蜂的行为化学生态学理论和假说提供了重要支撑, 也为更好地利用寄生蜂开展害虫生防实践提供了依据。

2 寄生蜂对寄主昆虫免疫系统的调控

昆虫应对不同的外源物入侵, 产生的防御策略也不同, 寄生蜂为在寄主体内创造出更有利于其生存的环境, 产生了一套应对寄主免疫抑制反应的策略。能否破坏寄主的细胞免疫和体液免疫, 是影响寄生蜂生存的第一步。

寄生蜂能够在寄主体内成功寄生的关键是寄生蜂体内携带的某些因子所起的作用, 这些因子主要有在主动防御中发挥作用的毒液^[24]、多分 DNA 病毒 (polydnavirus, PDV)、畸形细胞 (teratocyte)^[25] 和在被动防御中发挥作用的卵巢蛋白^[26]、幼蜂胚胎分泌物等。这些寄生因子能够改变寄主的血细胞数量及比例, 抑制血细胞的延展和黏附能力, 导致寄主的包裹能力被削弱, 使寄生蜂能够逃避攻击, 同时, 寄生蜂还可以诱导寄主细胞的裂解与凋亡。目前对于寄生因子的研究主要集中在毒液和 PDV。

寄生蜂由于虫体体积的限制, 只能携带少量的毒液蛋白, 采用传统生化方法很难对寄生蜂毒液蛋白进行分离与鉴定, 因此研究也受到了限制。分子生物学技术和高通量测序技术的广泛应用, 促进了毒液蛋白的研究, 例如通过蝶蛹金小蜂毒腺 cDNA 文库, 克隆了活性蛋白和酶基因 cDNA 序列, 这些活性蛋白包括酸性磷酸酶、碱性磷酸酶、钙调蛋白等, 开展了相关的转录模式检测、重组蛋白表达、抗体制备、免疫组织定位等研究, 揭示了这些酶或蛋白在寄生蜂寄生过程中发挥的作用^[27-30], 发现了一些受毒液调控寄主免疫的靶标 (如细胞骨架、细胞周期等)^[10], 毒液通过抑制这些靶标基因的转录丰度来影响寄主的免疫功能^[31-32]。

2017 年国际病毒分类委员会 (International

Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) 发布第十次报告, 并结合其网站 (<https://talk.ictvonline.org/>) 公布的数据, 统计出目前已知的病毒/类病毒至少包含 9 目 131 科 5 268 种, 其中感染无脊椎动物如昆虫的至少有 24 科^[33-35]。在 220 种无脊椎动物样品中应用转录组测序发现 1 445 种新的 RNA 病毒^[36]。Reineke 等应用 cDNA-AFLP 技术 (cDNA-amplified fragment length polymorphism analysis) 对仓蛾姬蜂 *Venturia canescens* 2 个品系的差异表达基因进行对比分析, 结果发现存在与小 RNA 病毒类似的 cDNA 片段, 且在不同品系中基因的表达量有显著差异, 将其命名为仓蛾姬蜂小 RNA 病毒 (*Venturia canescens* small RNA-containing virus, VcSRV)^[37]。

与在仓蛾姬蜂中发现 VcSRV 的方式类似, 应用 EST 测序技术, 对丽蝇蛹集金小蜂的 cDNA 文库进行测序, 发现了与小 RNA 病毒类似的序列, NvitV-1, NvitV-2 和 NvitV-3, 且其基因组均为带多聚腺苷酸 (PolyA) 尾的正义单链 RNA^[38]。研究发现 VcSRV 和 NvitV-1 与寄生蜂之间为非致病性共生。在瓢虫茧蜂 *Dinocampus coccinellae* 及其寄生寄主大斑长足瓢虫 *Coleomegilla maculata* 转录组中发现一种传染性软腐病病毒-瓢虫茧蜂麻痹病毒 *Dinocampus coccinellae* paralysis virus (DcPV), 参与瓢虫茧蜂对寄主的行为调控^[39]。

对棉铃虫齿唇姬蜂病毒 *Camponotus chlorideae* ichnovirus (CcIV)^[40-42]、双斑侧沟茧蜂病毒 *Microplitis bicoloratus* bracovirus (MbBV)^[43] 和菜蛾盘绒茧蜂病毒 *Cotesia vestalis* bracovirus (CvBV)^[44-48] 这 3 种寄生蜂病毒在寄主体内时空转录的模式、基因种类 (ankyrin、PTP、EP-1-like、cysteine motif 和 cysteine-rich trypsin inhibitor-like 等) 进行了分析, 并对部分转录基因进行了克隆和免疫定位分析。依据序列同源性和它们在寄主血细胞中的快速、高丰度转录特点, 推测了这些基因在寄生早期对寄主的细胞免疫抑制作用。通过测定寄生后寄主脂肪体的转录组鉴定了二化螟绒茧蜂病毒 *Cotesia chilonis* bracovirus (CchBV)^[49-50]、MbBV^[51] 中的部分编码基因家族和序列。

3 寄主昆虫对寄生蜂的免疫反应

对寄主昆虫而言, 其体液免疫中存在 3 种常见

的重要免疫因子,包括抗菌肽(antimicrobial peptides, AMPs)、溶菌酶(lysozyme)以及酚氧化酶(phenoloxidase, PO),可以保护寄主免受外源物入侵。当寄生蜂寄生时,寄主体内会快速生成抗菌肽和溶菌酶。当蒙氏桨角蚜小蜂 *Eretmocerus mundus* Mercet 幼虫进入寄主烟粉虱体内后,烟粉虱通过提高 *Knottin* 基因转录水平,来抵御蒙氏桨角蚜小蜂的寄生^[52]。果蝇 *Drosophila* 被寄生蜂寄生后,参与 JAK/STAT 通路、Toll 通路的 *dome*, *hop*, *nec*, *TI* 等基因出现差异性表达^[10]。寄生蜂通过抑制血淋巴黑化反应来破坏寄主的体液免疫,可调节与该反应相关基因的转录水平。在黑化级联反应中,酚氧化酶是反应的最终产物,可将多巴、酪氨酸、多巴胺等物质氧化成黑色素,并杀死寄生蜂卵。寄生蜂寄生果蝇和云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* 后,寄主体内酚氧化酶基因出现差异性表达^[10,53]。Mahadav 等通过对被蒙氏桨角蚜小蜂寄生的烟粉虱进行转录组测序,发现烟粉虱丝氨酸蛋白酶抑制剂基因(*serpin*)表达受到抑制,导致黑化反应发生减少^[52]。

昆虫自身的免疫系统依赖于模式识别受体,如肽聚糖识别蛋白(PGRPs)、 β -1,3-葡聚糖识别蛋白(GRPs)、C型凝集素(CTLs)和清道夫受体(SRs)。它们能作为调理素,增强吞噬细胞的吞噬功能,激发信号传导^[54-56]。朱宇研究发现,菜粉蝶被蝶蛹金小蜂寄生后,肽聚糖识别蛋白、 β -1,3-葡聚糖识别蛋白、C型凝集素和清道夫受体-C-like 在转录水平下调表达,清道夫受体 Class B 在转录水平上调表达,表明这些识别受体在转录水平上受到调控^[57]。果蝇被反颚茧蜂寄生以后,体内的 *PGRP-SB1* 与 *PGRP-LB* 显著上调表达^[10]。匙胸瘿蜂寄生果蝇以后,果蝇体内的 *PGRP-SD* 与 *PGRP-SA* 也上调表达。黄粉虫被寄生蜂寄生后,*GRP*、*PGRP* 和 3 个 C 型凝集素基因均上调表达^[58]。蝶蛹金小蜂能够调控菜粉蝶血细胞和脂肪体基因的表达,其中一些下调基因与免疫相关^[12]。

4 寄生蜂对寄主生长发育的调控作用

常见的寄生蜂调控寄主的途径包括发育历期、激素水平、蛋白质分泌以及神经信号传递等生理过程^[59]。抑制寄主发育或促进寄主早熟变态是主要的调控方式。但任何一种方式的最终目的都是使寄

生蜂和寄主保持同步发育^[60]。有研究表明,寄生蜂能够调节改造被寄生的蚜虫的生理、代谢、生物合成、免疫功能,使得蚜虫体内环境适合于寄生蜂的生长发育^[61]。

Zhang 等研究发现,被寄生蜂寄生的棉蚜 *Aphis gossypii* Glover 与未被寄生的棉蚜相比,几乎所有与甘油酸三酯合成相关的基因都发生了上调表达,多数达到显著上调水平,进一步证明了寄生蜂可调节寄主脂质合成这一结论^[62]。高雪珂对被棉蚜茧蜂寄生的棉蚜进行转录组测序,重点分析了甘油磷脂、鞘磷脂及甘油脂质代谢途径和脂肪酸合成途径。研究结果表明,在被寄生的棉蚜体内,这些途径中关键基因显著上调表达,*Gpam* 增加 7.8 倍,溶血磷脂合成基因(*Agpat3*、*Cds1*、*Lpgat1*、*Pgs1* 和 *Pla2g2e*)表达量显著上升^[9]。溶血磷脂具有神经毒性作用,低剂量时可使细胞溶解。棉蚜茧蜂通过调节棉蚜生理环境,促进寄生蜂利用寄主营养物质^[63-66]。有研究报道,在被寄生蜂寄生的蚜虫体内,糖酵解途径中所有脂代谢相关基因均显著上调表达^[62]。此外,寄生作用还能促进寄主糖酵解和三羧酸循环^[67-68]。结合转录组信息,发现棉蚜被棉蚜茧蜂寄生后,脂肪酸合成通路相关基因被激活^[9]。

芳基贮存蛋白(arylphorin)是昆虫变态过程中的贮存蛋白,主要在末龄幼虫期大量合成。研究表明,烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 幼虫被藏红足侧沟茧蜂 *Microplitis croceipes* 寄生后芳基贮存蛋白转录水平显著降低,发育延缓^[69]。

5 寄生蜂滞育的研究

昆虫在滞育期间特异性表达,而在非滞育阶段不表达或表达极微量的一类蛋白质,如贮藏蛋白、抗冻蛋白、热休克蛋白、分子伴侣及酶等,被称为滞育关联蛋白^[70],它们在滞育昆虫的能量代谢、表皮黑化、脂肪积累、免疫调节等生命活动中发挥重要作用。在对滞育关联蛋白进行研究的同时,也逐渐开始应用转录组测序技术探索编码蛋白的基因以及小型寄生蜂的滞育遗传机制。在生物防治领域中,天敌昆虫的滞育是大规模人工扩繁天敌昆虫一个重要的实践问题。一方面,天敌昆虫存活期较短,扩繁周期较长,导致天敌在害虫发生前就已死亡,或害虫发生时没有天敌可用;另一方面,人工扩繁的天敌昆虫在低温下储存的有效储存时间较短,而将人工扩繁

的天敌昆虫以滞育状态进行储存,在田间释放前再解除滞育,不影响其生命力且存活率高。因此,通过对天敌昆虫的滞育研究,可达到调控天敌昆虫生长发育、延长储存期、提高抗逆性等目的^[71]。目前对于天敌昆虫的滞育诱导主要是通过温度和光照条件的共同作用,诱导虫体进入滞育,但这样的方法耗时长,效率低,不利于大规模扩繁天敌昆虫。通过转录组测序,从滞育的分子机理入手,通过分析滞育相关的基因,可以为滞育诱导提供一种新的思路,从而更好地应用天敌控制害虫。

2014 年 Chen 等对编码麦蛾柔茧蜂 *Habrobracon hebetor* Say 热休克蛋白 Hsp70 的 3 个基因 (*HhHsp70* I、*HhHsp70* II 及 *HhHsp70* III) 进行了测序并对它们的表达特征进行研究,结果发现当饲养条件改变时 3 个基因的表达量的变化不完全相同。通过 RNA 干扰技术干扰丽蝇蛹集金小蜂的生物钟基因 *period*,发现短光照不能诱导小蜂滞育,但低温仍然可以诱导小蜂进入滞育状态,由此可以推测生物钟基因 *period* 不直接决定丽蝇蛹集金小蜂滞育,而是影响其对光周期的感应^[72]。2017 年,安涛等对烟蚜茧蜂正常发育、滞育、滞育解除组样本进行 De novo 双端测序,根据测序结果,共获取 40 477 个 unigene,非滞育组与滞育组差异表达基因 458 个,滞育组与滞育解除组差异表达基因 298 个,进一步筛选出滞育组与非滞育组及滞育解除组差异显著、但非滞育组与滞育解除组无显著差异的滞育关联基因 59 个,对这 59 个滞育关联基因进行 GO 富集分析与 KEGG 通路表达分析,根据功能注释发现这些滞育关联基因与烟蚜茧蜂自身防御、耐寒性、脂类代谢、表皮黑化、转录调控等途径相关,是影响烟蚜茧蜂滞育进程的重要调控和参与基因^[73]。

6 寄生蜂寄生后寄主神经肽的研究

对寄生蜂寄生后寄主神经肽的研究,其实是研究寄生蜂对寄主发育调控的影响。在昆虫所有的器官中几乎都有神经肽参与作用,调控器官状态和影响它们的功能。在昆虫生长和发育的许多方面,都有神经肽的参与,调控昆虫的生理活动,比如促前胸腺激素 (prothoracicotropic hormone, PTTH) 和鞣化激素 (bursicon) 等与昆虫的蜕皮行为^[74] 有关, neuropeptide F (NPF) 和 short neuropeptide F (sNPF) 等可对昆虫的觅食和取食行为起到调节

作用^[75-77] 等。董帅应用 Illumina 测序技术对被菜蛾盘绒茧蜂寄生的小菜蛾脑组织进行转录组测序,拼接后得到 42 441 个 unigene 序列^[78]。基于转录组测序结果的物种分布发现,同源序列主要集中在已完成基因组测序且生物信息学较为成熟的物种。根据小菜蛾脑组织转录组 Nr 注释结果,找到 19 种神经肽基因的同源序列,通过反转录验证了其中 6 个神经肽基因的存在,包括 A 型咽侧体抑制肽 AstA、咽侧体活化肽 AT、鞣化激素 BUR 及 PBUR,促前胸腺激素 PTTH 和类甲壳心律肽 CCAP^[78]。

小菜蛾幼虫被菜蛾盘绒茧蜂寄生与假寄生后,对其神经肽基因转录趋势进行研究发现,神经肽基因的转录规律与小菜蛾幼虫不同龄期的蜕皮活动相关。小菜蛾被菜蛾盘绒茧蜂寄生后的神经肽转录水平可以分为转录水平下调型和转录水平上调型。小菜蛾被假寄生后的神经肽分为转录水平平稳型和转录水平波动型。通过对未寄生、寄生与假寄生的转录水平规律比较发现,小菜蛾幼虫被菜蛾盘绒茧蜂寄生或假寄生后,某些神经肽基因转录受到影响,且转录峰出现的时间被推迟,但是转录趋势不变^[79]。

7 展望

转录组学技术的应用,对深入了解寄生蜂生物学现象、生理过程、寄生后寄主发育趋势的预测等有着至关重要的作用,这些理论基础的掌握,可以帮助我们更好、更高效地利用寄生蜂控制害虫。基于当前寄生蜂转录组的研究现状,结合国内外昆虫领域的研究热点以及应用寄生蜂防控农林害虫的需求,本研究提出 2 个关于寄生蜂转录组在未来研究中应重视的方面,以期对寄生蜂转录组的研究与应用提供思路。

一是加强寄生蜂转录组、蛋白质组、代谢组等多组学结合的研究。目前多组学结合对昆虫进行研究已经有了较广泛的应用。2017 年,Zhao 等通过对二斑叶螨 *Tetranychus urticae* 滞育与非滞育成虫转录组与蛋白质组联合分析,确定了 Ca^{2+} 信号通路在其滞育调控中的实际作用^[80];2016 年,Qiu 等对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 进行了转录组和蛋白质组联合分析,研究了与繁殖力相关基因的功能,为褐飞虱的防治提供了参考靶标基因^[81]。在寄生蜂的研究中,目前只有转录组与蛋白组联合分析揭示烟蚜茧蜂的滞育机制^[82]。应用多组学联合分析将更有

利于对寄生蜂分子机制的研究。

二是探索针对寄生蜂的第3代测序技术应用研究。第2代测序技术衍生出的转录组测序技术被广泛应用于分子机理的研究,目前一种新型测序技术—第3代测序技术的出现又为基因组学、转录组学及DNA甲基化等研究注入了新活力^[83]。第3代测序技术已经在转录组测序中成功应用于人类造血组细胞中的巨核细胞^[84]以及一些蘑菇状真菌种类中^[85],但尚未见到第3代测序技术在寄生蜂转录组中的应用。第3代测序技术相较第2代测序技术具有通量更高、速度更快、读长更长、假阳性率更低等诸多优点,在未来寄生蜂研究中有巨大的发展潜力。

参考文献

- [1] HERATY J. Parasitoid biodiversity and insect pest management [M]//ADLER P H, FOOTIT R G. Insect biodiversity: science and society. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell, 2009: 445 - 462.
- [2] 时敏, 陈学新. 我国寄生蜂调控寄主生理的研究进展[J]. 中国生物防治学报, 2015, 31(5): 620 - 637.
- [3] DE WIT P, PESPENI M H, LADNER J T, et al. The simple fool's guide to population genomics via RNA-Seq: an introduction to high-throughput sequencing data analysis [J]. Molecular Ecology Resources, 2012, 12: 1058 - 1067.
- [4] GUELL M, VAN NOORT V, YUS E, et al. Transcriptome complexity in a genome-reduced bacterium [J]. Science, 2009, 326(5957): 1268 - 1271.
- [5] 刘红亮, 郑丽明, 刘青青, 等. 非模式生物转录组研究[J]. 遗传, 2013, 35(8): 955 - 970.
- [6] 张麒麟, 袁明龙. 基于新一代测序技术的昆虫转录组学研究进展[J]. 昆虫学报, 2013, 56(12): 1489 - 1508.
- [7] ZHANG Fujie, GUO Hongyan, ZHENG Huajun, et al. Massively parallel pyrosequencing-based transcriptome analysis of small brown planthopper (*Laodelphax striatellus*), a vector insect transmitting rice stripe virus (RSV) [J/OL]. BMC Genomics, 2010, 11(1): 303. DOI: 10.1186/1471-2164-11-303.
- [8] YANG N, XIE W, JONES C M, et al. Transcriptome profiling of the whitefly *Bemisia tabaci* reveals stage-specific gene expression signatures for thiamethoxam resistance [J]. Insect Molecular Biology, 2013, 22(5): 485 - 496.
- [9] 高雪珂. 棉蚜茧蜂调控棉蚜生长发育及生理代谢研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
- [10] WERTHEIM B, KRAAIJEVELD A R, SCHUSTER E, et al. Genome-wide gene expression in response to parasitoid attack in *Drosophila* [J/OL]. Genome Biology, 2005, 6: R94. DOI: 10.1186/gb-2005-6-11-r94.
- [11] ETEBARI K, PALFREYMAN R W, SCHLIPALIUS D, et al. Deep sequencing-based transcriptome analysis of *Plutella xylostella* larvae parasitized by *Diadegma semiclausum* [J/OL]. BMC Genomics, 2011, 12: 446. DOI: 10.1186/1471-2164-12-446.
- [12] FANG Qi, WANG Lei, ZHU Jiaying, et al. Expression of immune-response genes in lepidopteran host is suppressed by venom from an endoparasitoid, *Pteromalus puparum* [J/OL]. BMC Genomics, 2010, 11: 484. DOI: 10.1186/1471-2164-11-484.
- [13] HOWELL L, SAMPSON C J, XAVIER M J, et al. A directed miniscreen for genes involved in the *Drosophila* anti-parasitoid immune response [J]. Immunogenetics, 2012, 64: 155 - 161.
- [14] LEAL W S. Odorant reception in insects: roles of receptors, binding proteins, and degrading enzymes [J]. Annual Review of Entomology, 2013, 58(1): 373 - 391.
- [15] GU Shaohua, SUN Yang, REN Liyan et al. Cloning, expression and binding specificity analysis of odorant binding protein 3 of the lucerne plant bug, *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) [J]. Chinese Science Bulletin, 2010, 55: 3911 - 3921.
- [16] LIU Qun, LIU Wei, ZENG Baosheng, et al. Deletion of the *Bombyx mori* odorant receptor co-receptor (BmOrco) impairs olfactory sensitivity in silkworms [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2017, 86(5): 58 - 67.
- [17] NISHIMURA O, BRILLADA C, YAZAWA S, et al. Transcriptome pyrosequencing of the parasitoid wasp *Cotesia vestalis*: genes involved in the antennal odorant-sensory system [J/OL]. PLoS ONE, 2012, 7(11): e50664. DOI: 10.1371/journal.pone.0050664.
- [18] ZHAO Yanni, WANG Fengzhu, ZHANG Xinyue, et al. Transcriptome and expression patterns of chemosensory genes in antennae of the parasitoid wasp *Chouioia cunea* [J/OL]. PLoS ONE, 2016, 11(2): e148159. DOI: 10.1371/journal.pone.0148159.
- [19] NIE Xiping, LI Qiuli, XU Cheng, et al. Antennal transcriptome and odorant binding protein expression profiles of an invasive mealybug and its parasitoid [J]. Journal of Applied Entomology, 2017, 5: 1 - 13.
- [20] 廖成武. 斑痣悬茧蜂化学感受基因鉴定、组织表达谱及体外表达的研究[D]. 镇江: 江苏科技大学, 2018.
- [21] KANG Zhiwei, TIAN Honggang, LIU Fanghua, et al. Identification and expression analysis of chemosensory receptor genes in an aphid endoparasitoid *Aphidius gifuensis* [J/OL]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 3939. DOI: 10.1038/s41598-017-03988-z.
- [22] AHMED T, ZHANG Tiantao, WANG Zhenying, et al. Gene set of chemosensory receptors in the polyembryonic endoparasitoid *Macrocentrus cingulum* [J/OL]. Scientific Report, 2016, 6: 24078. DOI: 10.1038/srep24078.
- [23] ROBERTSON H M, GADAU J, WANNER K W. The insect

- chemoreceptor superfamily of the parasitoid jewel wasp *Nasonia vitripennis* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, 19(S1): 121–136.
- [24] 易时雨. 松褐天牛肿腿蜂 SspCSP₂ 和 SspOBP₇ 的功能分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [25] WANG Zhizhi, YE Xiqian, SHI Min, et al. Parasitic insect-derived miRNAs modulate host development [J/OL]. *Nature Communications*, 2018, 9(1): 2205. DOI: 10.1038/s41467-018-04504-1.
- [26] MATEO LEACH I, HESSELING A, HUIBERS W H, et al. Transcriptome and proteome analysis of ovaries of arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2009, 18(4): 477–482.
- [27] ZHU Jiaying, YE Gongyin, FANG Qi, et al. Alkaline phosphatase from venom of the endoparasitoid wasp, *Pteromalus puparum* [J]. *Journal of Insect Science*, 2010, 10(14): 1–15. <https://doi.org/10.1673/031.010.1401>.
- [28] ZHU Jiaying, YE Gongyin, HU Cui. Molecular cloning and characterization of acid phosphatase in venom of the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Toxicon*, 2008, 51(8): 1391–1399.
- [29] WANG Lei, FANG Qi, QIAN Cen, et al. Inhibition of host cell encapsulation through inhibiting immune gene expression by the parasitic wasp venom calreticulin [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2013, 43(10): 936–946.
- [30] ZHU Jiaying, FANG Qi, WANG Lei, et al. Proteomic analysis of the venom from the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae) [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2010, 75(1): 28–44.
- [31] FANG Qi, WANG Lei, ZHU Yangken, et al. *Pteromalus puparum* venom impairs host cellular immune responses by decreasing expression of its scavenger receptor gene [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2011, 41(11): 852–862.
- [32] FANG Qi, WANG Fei, GATEHOUS J A, et al. Venom of parasitoid, *Pteromalus puparum*, suppresses host, *Pieris rapae*, immune promotion by decreasing host C-Type lectin gene expression [J/OL]. *PLoS ONE*, 2011, 6(10): e26888. DOI: 10.1371/journal.pone.0026888.
- [33] WILLIAMS T, BERGOIN M, VAN OERS M M. Diversity of large DNA viruses of invertebrates [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, 147(1): 4–22.
- [34] RYABOV E V. Invertebrate RNA virus diversity from a taxonomic point of view [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, 147(1): 37–50.
- [35] MACIEL-VERGARA G, ROS VERA I D. Viruses of insects reared for food and feed [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, 147(1): 60–75.
- [36] SHI Mang, LIN Xiandan, TIAN Junhua, et al. Redefining the invertebrate RNA virosphere [J]. *Nature*, 2016, 540(7634): 539–543.
- [37] REINEKE A, SCHMIDT O, ZEBITA C P. Differential gene expression in two strains of the endoparasitic wasp *Venturia canescens* identified by cDNA-amplified fragment length polymorphism analysis [J]. *Molecular Ecology*, 2003, 12(12): 3485–392.
- [38] 钱岑. 丽蝇蛹集金小蜂毒液蛋白组分的鉴定及 PACIFASTIN 类和 KAZAL 类基因的功能分析 [D]. 杭州: 浙江大学, 2013.
- [39] DHEILLY N M, MAURE F, RAVALLEC M, et al. Who is the puppet master? Replication of a parasitic wasp-associated virus correlates with host behaviour manipulation [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1803): 2014–2773.
- [40] YIN Lihong, ZHANG Cong, QIN Junde, et al. Polydnvirus of *Campoletis chloridae*: characterization and temporal effect on host *Helicoverpa armigera* cellular immune response [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2003, 52(2): 104–113.
- [41] ZHANG Cong, WANG Chenzhu. cDNA cloning and molecular characterization of a cysteine-rich gene from *Campoletis chloridae* polydnvirus [J]. *DNA Sequence*, 2003, 14(6): 413–419.
- [42] TIAN Shengpeng, ZHANG Jihong, WANG Chenzhu. Cloning and characterization of two *Campoletis chloridae* ichnovirus *vankyrin* genes expressed in parasitized host *Helicoverpa armigera* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53(7): 699–707.
- [43] LUO Kaijun, PANG Yi. Disruption effect of *Microplitis bicoloratus* polydnvirus EGF-like protein, MbCRP, on actin cytoskeleton in lepidopteran insect hemocytes [J]. *Acta Biochimica et Biophysica Sinica*, 2006, 38(8): 577–585.
- [44] 白素芬, 陈学新, 程家安, 等. 菜蛾盘绒茧蜂多分 DNA 病毒的特性及其对小菜蛾幼虫的生理效应 [J]. *昆虫学报*, 2003, 46(4): 401–408.
- [45] CHEN Yafeng, SHI Min, HUANG Fang, et al. Characterization of two genes of *Cotesia vestalis* polydnvirus and their expression patterns in the host *Plutella xylostella* [J]. *Journal of General Virology*, 2007, 88: 3317–3322.
- [46] CHEN Yafeng, SHI Min, LIU Pengcheng, et al. Characterization of an I-kappa B-like gene in *Cotesia vestalis* polydnvirus [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2008, 68(2): 71–78.
- [47] SHI Min, CHEN Yafeng, HUANG Fang, et al. Characterization of a novel gene encoding ankyrin repeat domain from *Cotesia vestalis* polydnvirus (CvBV) [J]. *Virology*, 2008, 375(2): 374–382.
- [48] 刘鹏程, 时敏, 陈亚锋, 等. 菜蛾盘绒茧蜂多分 DNA 病毒 EP-1-like 基因克隆、原核表达与多克隆抗体制备方法 [J]. *环境昆虫学报*, 2008, 30(1): 33–38.
- [49] WU Shunfan, QI Yixiang, Fang Qi, et al. Parasitization by

- Cotesia chilonis* influences gene expression in fatbody and hemocytes of *Chilo suppressalis* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (9): e74309. DOI: 10.1371/journal.pone.0074309.
- [50] QI Yixiang, TENG Ziwen, GAO Lingfeng, et al. Transcriptome analysis of an endoparasitoid wasp *Cotesia chilonis* (Hymenoptera: Braconidae) reveals genes involved in successful parasitism [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2015, 88(4): 203–221.
- [51] LI Ming, PANG Zunyu, XIAO Wei, et al. A transcriptome analysis suggests apoptosis-related signaling pathways in hemocytes of *Spodoptera litura* after parasitization by *Microplitis bicoloratus* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2014, 9 (10): e110967. DOI:10.1371/journal.pone.00110967.
- [52] MAHADAV A, GERLING D, GOTTLIEB Y et al. Parasitization by the wasp *Eretmocerus mundus* induces transcription of genes related to immune response and symbiotic bacteria proliferation in the whitefly *Bemisia tabaci* [J/OL]. *BMC Genomics*, 2008, 9: 342. DOI: 10.1186/1471-2164-9-342.
- [53] DOUCET D, BÉLIVEAU C, DOWLING A, et al. Prophenol-oxidases 1 and 2 from the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*: molecular cloning and assessment of transcriptional regulation by a polydnvirus [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2008, 67(4): 188–201.
- [54] PEISE L, MUKHOPADHYAY S, GORDON S. Scavenger receptors in innate immunity [J]. *Current Opinion in Immunology*, 2002, 14(1): 123–128.
- [55] YU Xiaoqiang, ZHU Yufen, MA Congcong, et al. Pattern recognition proteins in *Manduca sexta* plasma [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32(10): 1287–1293.
- [56] DZIARSKI R. Peptidoglycan recognition proteins (PGRPs) [J]. *Molecular Immunology*, 2004, 40(12): 877–886.
- [57] 朱宇. 蝶蛹金小蜂寄生对寄主转录组的影响及三种毒蛋白分子特性分析 [D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [58] ZHU Jiaying, YANG Pu, ZHANG Zhong, et al. Transcriptomic immune response of *Tenebrio molitor* pupae to parasitization by *Scleroderma guani* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2013, 8(1): e54411. DOI: 10.1371/journal.pone.0054411.
- [59] 高飞. 基于转录组分析的菜蛾盘绒茧蜂畸形细胞调控寄主的分子机制研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [60] 王颖颖. 浅黄恩蚜小蜂寄生对烟粉虱发育的影响及调控机制初探 [D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [61] GAO X, LUO J, ZHU X, et al. Growth and fatty acid metabolism of *Aphis gossypii* parasitized by the parasitic wasp *Lysiphlebia japonica* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2019, 67(32): 8756–8765.
- [62] ZHANG Shuai, LUO Junyu, LV Limin, et al. Effect of *Lysiphlebia japonica* (Ashmead) on cotton-melon aphid *Aphis gossypii* Glover lipid synthesis [J]. *Insect Molecular Biology*, 2015, 24(3): 348–357.
- [63] ALLEYNE M, BECKAGE N E. Parasitism-induced effects on host growth and metabolic efficiency in tobacco hornworm larvae parasitized by *Cotesia cogregata* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1997, 43 (4): 407–424.
- [64] BISCHOF C, ORTEL J. The effects of parasitism by *Glyptapanteles liparidis* (Braconidae; Hymenoptera) on the hemolymph and total body composition of gypsy moth larvae (*Lymantria dispar*, Lymantriidae; Lepidoptera) [J]. *Parasitology Research*, 1996, 82(8): 687–692.
- [65] NAKAMATSU Y, GYOTOKU Y, TANAKA T. The endoparasitoid *Cotesia kariyai* (Ck) regulates the growth and metabolic efficiency of *Pseudaletia separata* larvae by venom and Ck polydnvirus [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2001, 47(6): 573–584.
- [66] NAKAMATSU Y, TANAKA T. Venom of ectoparasitoid, *Euplectrus* sp. near *plathypenae* (Hymenoptera; Eulophidae) regulates the physiological state of *Pseudaletia separata* (Lepidoptera; Noctuidae) host as a food resource [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2003, 49(2): 149–159.
- [67] FEBVAY G, RAHBE Y, RYNKIEWICZ M, et al. Fate of dietary sucrose and neosynthesis of amino acids in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, reared on different diets [J]. *Journal of Experimental Biology*, 1999, 202(19): 2639–2652.
- [68] SALATI L M, AMIR-AHMADY B. Dietary regulation of expression of glucose-6-phosphate dehydrogenase [J]. *Annual Review of Nutrition*, 2001, 21(1): 121–140.
- [69] DONG Ke, ZHANG Deqing, DAHLMAN D L. Down-regulation of juvenile hormone esterase and arylphorin production in *Heliothis virescens* larvae parasitized by *Microplitis croceipes* [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1996, 32 (2): 237–248.
- [70] 张礼生. 天敌昆虫滞育关联蛋白的研究进展 [C]//陈万权. 病虫害绿色防控与农产品质量安全——中国植物保护学会 2015 年学术年会论文集. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2015: 627.
- [71] 张礼生, 陈红印, 王孟卿. 天敌昆虫的滞育研究及其应用 [C]//成卓敏. 粮食安全与植保科技创新. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2009: 54–89.
- [72] 高飞, 李玉艳, 王曼姿, 等. 丽蝇蛹集金小蜂的生物学及其滞育调控机制研究进展 [J]. *环境昆虫学报*, 2020, 42 (2): 355–363.
- [73] 安涛, 张洪志, 韩艳华, 等. 烟蚜茧蜂滞育关联基因的转录组学分析 [J]. *中国生物防治学报*, 2017, 33(5): 604–611.
- [74] EWER J, REYNOLDS S. Hormones, brain and behavior [M]. San Diego: Academic Press, 2002: 12–18.
- [75] LINGO P R, ZHAO Ze, SHEN Ping. Co-regulation of cold-resistant food acquisition by insulin and neuropeptide Y-like systems in *Drosophila melanogaster* [J]. *Neuroscience* 2007, 148(2): 371–374.
- [76] LEE K S, YOU K H, CHOO J K, et al. *Drosophila* short neuropeptide F regulates food intake and body size [J]. *Journal*

of Biological Chemistry, 2004, 279: 50781–50789.

- [77] WU Qi, WEN Tieqiao, LEE G, et al. Developmental control of foraging and social behavior by the *Drosophila* neuropeptide Y-like system [J]. Neuron, 2003, 39:147–161.
- [78] 董帅. 基于转录组学的小菜蛾脑神经肽的鉴定与表达规律研究 [D]. 杭州:浙江大学, 2012.
- [79] 李明天. 菜蛾盘绒茧蜂寄生对小菜蛾幼虫神经肽转录水平的影响 [D]. 杭州:浙江大学, 2014.
- [80] ZHAO Jiyan, ZHAO Xiaoting, SUN Jingtao, et al. Transcriptome and proteome analyses reveal complex mechanisms of reproductive diapause in the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae* [J]. Insect Molecular Biology, 2017, 26(2): 215–232.
- [81] QIU Jie, HE Yingqiong, ZHANG Jun, et al. Discovery and functional identification of fecundity-related genes in the brown planthopper by large-scale RNA interference [J]. Insect Mo-

lecular Biology, 2016, 25(6): 724–733.

- [82] ZHANG Hongzhi, LI Yuyan, AN Tao, et al. Comparative transcriptome and iTRAQ proteome analyses reveal the mechanisms of diapause in *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Aphidiidae) [J/OL]. Frontiers in Physiology, 2018, 9: 1697. DOI: 10.3389/fphys.2018.01697.
- [83] 曹晨霞, 韩琬, 张和平. 第三代测序技术在微生物研究中的应用[J]. 微生物学通报, 2016,43(10): 2269–2276.
- [84] CHEN Lu, KOSTADIMA M, MARTENS J H A, et al. Transcriptional diversity during lineage commitment of human blood progenitors [J]. Science, 2014, 345(6204): 1251033.
- [85] GORDON S P, TSENG E, SALAMOV A, et al. Widespread polycistronic transcripts in fungi revealed by single-molecule mRNA sequencing [J/OL]. PLoS ONE, 2015, 10 (7): e0132628. DOI: 10.1371/journal.pone.0132628.

(责任编辑: 田 喆)

(上接 5 页)

- [49] LEE W Y, IANNUCCI-BERGER W A, EITZER B D, et al. Plant uptake and translocation of air-borne chlordane and comparison with the soil-to-plant route [J]. Chemosphere, 2003, 53(2): 111–121.
- [50] WHITE J C. Plant-facilitated mobilization and translocation of weathered 2, 2-bis(*p*-chlorophenyl)-1, 1-dichloroethylene (*p*, *p'*-DDE) from an agricultural soil [J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 2001, 20(9): 2047–2052.
- [51] SHONE M G T, WOOD A V. A comparison of the uptake and translocation of some organic herbicides and a systemic fungicide by barley [J]. Journal of Experimental Botany, 1974, 25 (2): 390–400.
- [52] YAO Anqing, YANG Jian. Fungicidal bioassay based on pesticide penetration biology [J]. China Plant Protection, 2010, 30: 13–17.
- [53] 武维华. 植物生理学[M]. 北京:科学出版社, 2003.
- [54] ALSAYEDA H, PASCAL-LORBER S, NALLANTHIGAL C, et al. Transfer of the insecticide [¹⁴C] imidacloprid from soil to tomato plants [J]. Environmental Chemistry Letters, 2007, 6(4): 229–234.
- [55] VAES W H, RAMOS E U, VERHAAR H J, et al. Understanding and estimating membrane/water partition coefficients: approaches to derive quantitative structure property relationships [J]. Chemical Research in Toxicology, 1998, 11(8): 847–854.
- [56] CONSTANTINOU E, SEIGNEUR C. A mathematical model for multimedia health risk assessment [J]. Environmental Software, 1993, 8(4): 231–246.
- [57] TRAPP S. Plant uptake and transport models for neutral and ionic chemicals [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2004, 11(1): 33–39.
- [58] FRYER M E, COLLINS C D. Model intercomparison for the

uptake of organic chemicals by plants [J]. Environmental Science and Technology, 2003, 37(8): 1617–1624.

- [59] BRIGGS G G, BROMILOW R H, EVANS A A, et al. Relationships between lipophilicity and the distribution of non-ionised chemicals in barley shoots following uptake by the roots [J]. Pesticide Science, 1983, 14(5): 492–500.
- [60] BRIGGS G G. Theoretical and experimental relationships between soil adsorption, octanol-water partition coefficients, water solubilities, bioconcentration factors, and the parachor [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1981, 29 (5): 1050–1059.
- [61] LINDSTROM F T, BOERSMA L, MCFARLANE C. Mathematical model of plant uptake and translocation of organic chemicals; development of the model [J]. Journal of Environmental Quality, 1991, 20(1): 129–136.
- [62] BOERSMA L, LINDSTROM F, MCFARLANE C, et al. Uptake of organic chemicals by plants: a theoretical model [J]. Soil Science, 1988, 146(6): 403–417.
- [63] TRAPP S, MATTHIES M, SCHEUNERT I, et al. Modeling the bioconcentration of organic chemicals in plants [J]. Environmental Science and Technology, 1990, 24(8): 1246–1252.
- [64] TRAPP S, MCFARLANE C, MATTHIES M. Model for uptake of xenobiotics into plants: validation with bromacil experiments [J]. Environmental Toxicology and Chemistry, 1994, 13(3): 413–422.
- [65] LI Hui, SHENG Guangyao, SHENG Wentao, et al. Uptake of trifluralin and lindane from water by ryegrass [J]. Chemosphere, 2002, 48(3): 335–341.
- [66] ZHU Lizhong, GAO Yanzheng. Prediction of phenanthrene uptake by plants with a partition-limited model [J]. Environmental Pollution, 2004, 131(3): 505–508.

(责任编辑: 田 喆)